

KRYSTIAN ADAMUS^{1*}  IZABELA KAŁUCKA² 

* Autor korespondencyjny /corresponding author: ul0275715@edu.uni.lodz.pl

¹ Uniwersytet Łódzki, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Instytut Ekologii i Ochrony Środowiska, Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii

University of Lodz, Faculty of Biology and Environmental Protection, Institute of Ecology and Environmental Protection, Department of Invertebrate Zoology and Hydrobiology

² Uniwersytet Łódzki, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Instytut Ekologii i Ochrony Środowiska, Katedra Algologii i Mykologii

University of Lodz, Faculty of Biology and Environmental Protection, Institute of Ecology and Environmental Protection, Department of Algology and Mycology

Środowiskowe aspekty interakcji grzybów i organizmów grzybopodobnych z owadami

Environmental aspects of interactions of fungi and fungus-like organisms with insects

DOI: <http://dx.doi.org/10.12775/KOSMOS.2026.001>

Abstrakt

Grzyby oraz organizmy grzybopodobne często dzielą z owadami nisze siedliskowe, a ich wzajemne koegzystowanie wymusiło na tych organizmach wytworzenie strategii warunkujących przeżycie. Strategie życiowe grzybów i organizmów grzybopodobnych często nakładają się na strategie owadów, niekiedy prowadząc do wzajemnego uzależnienia się tych organizmów od siebie. Opisywane interakcje nie zawsze są wystarczająco dobrze poznane lub traktowane fragmentarycznie. Ze względu na możliwość zastosowań praktycznych w biologicznej ochronie roślin najlepiej zbadane są relacje między grzybami entomopatogenicznymi (pasożytami owadów) a owadami-szkodnikami roślin uprawnych. Jest jednak wiele rzędów owadów, dla których nie ma dotychczas żadnych doniesień na temat ich związków z grzybami lub organizmami grzybopodobnymi. Może to wynikać zarówno z realnego braku takich relacji, jak i z ograniczonego zainteresowania badaczy tymi grupami. Niniejsza praca to przegląd najważniejszych dotychczas poznanych i opisanych wzajemnych interakcji grzybów i organizmów grzybopodobnych

z owadami, który ma na celu wskazanie ich mnogości i różnorodności, przybliżenie ich znaczenia dla środowiska oraz wskazanie potencjalnych kierunków dalszych badań nad nimi. Praca pokazuje również potencjalne korzyści gospodarcze, jakie mogą wynikać z wykorzystania interakcji grzybów z owadami w zastosowaniach praktycznych.

Słowa kluczowe: grzyby, owady, interakcje grzybów z owadami, organizmy grzybopodobne, mutualizm grzybów, pasożytnictwo grzybów, ekologia grzybów, ekologia owadów.

Abstract

Fungi and fungus-like organisms often occupy the same ecological niches as insects, and their coexistence has driven both groups to develop adaptive strategies essential for survival. The life strategies of fungi and fungus-like organisms frequently overlap with those of insects, sometimes resulting in mutual dependence between these organisms. However, such interactions remain insufficiently studied and are often presented only in a fragmented manner. Furthermore, data concerning certain insect orders are still lacking. This review highlights that, despite the existence of numerous scientific studies, there remain insect orders for which no records of interactions with fungi have been found. This may reflect either the actual absence of such relationships or the limited research interest in these taxa. The present paper provides an overview of selected, most important interactions between fungi (and fungus-like organisms) and insects. Its aim is to illustrate the diversity of these relationships, to familiarize readers with their ecological significance, and to indicate potential directions for further research. The review also emphasizes that a better understanding of fungal–insect interactions may have valuable practical and economic implications.

Keywords: fungi, fungal-insect interactions, fungus-like organisms, fungal mutualism, fungal parasitism, fungal ecology, insect ecology.

WSTĘP

Grzyby i owady to dwie najliczniejsze, a przy tym najslabiej poznane grupy organizmów eukariotycznych, obejmujące zasięgiem występowania niemal całą planetę. Obie przejawiają niezwykle zróżnicowane strategie życiowe i powiązane z nimi funkcje w środowisku naturalnym.

Szacuje się, że istnieje między 2 a 11 milionów gatunków grzybów, z czego formalnie opisano około 155 tysięcy (Niskanen i in., 2023, Phukhamsakda i in., 2022). Podobnie jest z owadami. Jak podaje Royal Entomological Society (2025) na świecie opisano ponad milion owadów, a ich liczbę szacuje się na ponad 10 milionów. Między obiema grupami wytworzyły się liczne interakcje, które zadziwiają badaczy z całego świata. Mimo wielu coraz to nowszych doniesień w tej dziedzinie pozostają one ciągle słabo zbadane. Celem niniejszej pracy jest dokonanie na podstawie literatury naukowej przeglądu i podsumowania interakcji między grzybami i organizmami grzybopodobnymi a owadami,

określenie ich funkcji środowiskowych oraz przybliżenie polskiemu czytelnikowi omawianego tematu. Praca kładzie nacisk na ekologiczne znaczenie relacji pomiędzy grzybami i owadami oraz wskazuje potencjalne korzyści z ich praktycznych zastosowań. Pokazuje również obszary szczególnie słabo poznane w tym zakresie, wymagające intensyfikacji badań w przyszłości.

W ciągu miliarda lat ewolucji grzyby wytworzyły szereg strategii, które pozwoliły im przetrwać i rozwijać się w zmieniającym się środowisku. Jednym z najbardziej podstawowych elementów kształtujących funkcjonowanie grzybów w przyrodzie jest ich trofia, czyli rodzaj i sposób wykorzystania bazy pokarmowej i substancji odżywczych. Grzyby są organizmami heterotroficznymi (cudzożywymi). Ich strategie pokarmowe polegają zasadniczo na saprotrofii, czyli na rozkładaniu martwych szczątków organicznych, co pozwala na ciągły obieg pierwiastków w przyrodzie oraz na biotrofii, czyli wykorzystaniu substancji pokarmowych produkowanych przez żywe organizmy – od prostych

i bardziej skomplikowanych oddziaływań mutualistycznych (wzajemnie korzystnych), do oddziaływań antagonistycznych takich jak pasożytnictwo i drapieżnictwo. Szeroki zakres sposobów pobierania różnych substancji odżywczych ze środowiska i wynikające stąd interakcje z innymi organizmami powodują, że grzyby tworzą nieodzowne ogniwo w kształtowaniu się i funkcjonowaniu ekosystemów. Rośliny tworzą z grzybami silne relacje mutualistyczne poprzez mykoryzę, która w znakomitej większości przypadków jest obligatoryjna (Smith i Read, 2008). Mutualizm jest również powszechny między grzybami i innymi organizmami. Zwierzęta często korzystają z grzybów jako pożywienia, co z kolei pozwala grzybom na rozprzestrzenianie ich zarodników (Biedermann i in., 2021, Dufosse i in., 2021). Bardzo dobrze rozwinięte są również interakcje antagonistyczne. Powszechnie znane są grzyby pasożytujące na roślinach, jak fitopatogeny z rodzaju *Fusarium*, *Hymenoscyphus*, *Ophiostoma* czy *Armillaria* (Willis, 2018), a także gatunki grzybów będące pasożytami kręgowców, np. *Pseudogymnoascus destructans*, który jest ektopasożytem nocka amerykańskiego *Myotis lucifugus* (Boddy, 2016) oraz pasożyty bezkręgowców zmieniające ich behavior (Islam i in., 2021).

W niniejszej pracy odniesiono się do tych oddziaływań między grzybami i organizmami grzybobodobnymi a owadami, które oparte są wyłącznie na relacjach biotroficznym i bezpośrednich, tzn. takich, w których żywy owad styka się z żywym grzybem lub organizmem grzybobodobnym bez pośrednictwa innego organizmu, z wyłączeniem relacji opartych na wykorzystaniu martwej materii organicznej.

GRUPY GRZYBÓW I ORGANIZMÓW GRZYBOPODOBNYCH TWORZĄCYCH INTERAKCJE Z OWADAMI – CHARAKTERYSTYKA TAKSONOMICZNA

Rozellomycota

To jednokomórkowe organizmy, które formują swoje zarodniki wewnątrz komórek eukariontów. Występują jako pasożyty u wielu grup zwie-

rząt. Można je znaleźć w ekosystemach lądowych oraz wodnych – zarówno słodkich, jak i słonych. Typ ten składa się z ponad 200 rodzajów i około 1300 gatunków, które wywołują infekcje o zróżnicowanym przebiegu – od łagodnych do śmiertelnych (Cali i in., 2017). Odnotowano 69 gatunków atakujących owady z 12 rzędów, z czego 42 infekują muchówki Diptera. Za dobry przykład mogą posłużyć gatunki z rodzaju *Amblyospora* infekujące 79 gatunków muchówek oraz *Nosema* odpowiedzialne za większość infekcji u motyli oraz za duże straty w pszczelarstwie (Araújo i Hughes, 2016).

Chytridiomycota

Są to organizmy głównie wodne. Tym, co odróżnia je od innych typów grzybów właściwych, jest m.in. obecność wici. Wykazują duże zróżnicowanie morfologiczne. Mogą występować w formie jednokomórkowej, w postaci komórczaka lub tworzyć grzybnie. Funkcjonują jako pasożyty roślin i zwierząt, inne natomiast żyją na rozkładających się szczątkach organicznych (Spatafora i in., 2017). Araújo i Hughes (2016) wyróżniają cztery rodzaje grzybów *Chytridiomycota* pasożytujących na owadach: *Myiophagus* (jeden gatunek), *Coelomycidium* (jeden gatunek), *Myrmicinosporidium* (jeden gatunek) i *Coelomyces* (63 gatunki). Są znane jako patogeny poczwerek błonkówek i muchówek z rodzin *Simuliidae*, *Culicidae* i *Dolichopodidae*. W przypadku muchówek (Diptera) zanotowano najwięcej zakażeń (McLaughlin i in., 2001).

Entomophthoromycota

Stosunkowo niedawno wyróżniony typ grzybów patogenicznych z bardzo zróżnicowanymi strategiami życiowymi, obejmujący głównie pasożyty stawonogów i wolnożyjące saprotrofy. Wśród pasożytów znany jest zwłaszcza rodzaj *Entomophthora*, charakteryzujący się bardzo dobrym przystosowaniem do życia w ciele gospodarza (Araújo i Hughes 2016). Według Elya i De Fine Lichta (2021) oraz De Fine Lichta i in. (2023) każdy z 21 opisanych gatunków zmienia behavior żywiciela. Wśród bezkręgowców

infekują głównie muchówki Diptera oraz pluskwiaki Hemiptera i występują prawdopodobnie na całej planecie.

Mucoromycota

Grzyby w większości saprotroficzne, mogą też żyć jako pasożyty, a nieliczne również tworzą mykoryzę. Na szczególną uwagę zasługują rzędy Harpellales i Eccrinales. Są to grzyby, które żyją wyłącznie wewnątrz organizmu stawonogów, nie wyrządzając wielu szkód (Araújo i Hughes, 2016). Często związane są z układem pokarmowym owadów, rozwijając się w ich jelitach jako komensale, patogeny lub organizmy mutualistyczne (Alencar i Ríos-Velásquez, 2003). Wśród opisanych rzędów dobrze znane są takie gatunki jak *Passalomyces compressus*, *Leidyomyces attenuatus* i *Smittium aciculare*.

Ascomycota

Najliczniejszy typ grzybów, w którym opisano dotychczas ok. 90 000 gatunków (Willis, 2018), które w większości czerpią energię z rozkładu związków organicznych, pełniąc istotną rolę w recyklingu martwej materii organicznej. Wśród grzybów workowych wyróżnia się też duża grupa pasożytów i niebezpiecznych patogenów, zarówno roślin, zwierząt i człowieka. Znane są liczne entomopatogeny, z których wiele może znaleźć potencjalne zastosowanie w biologicznej kontroli szkodników jako alternatywa dla tradycyjnych pestycydów chemicznych. Do najlepiej zbadanych gatunków w tym kontekście należą *Metarhizium album* (Leger i in., 2020), *Metarhizium flavoviride* (Tóthné Bogdányi i in., 2019) oraz *Metarhizium anisopliae* i *Beauveria bassiana* (Mudrončková i in., 2013). Wiele grzybów workowych tworzy także symbiozy mutualistyczne – mogą łączyć się z glonami i sinicami tworząc porosty, z korzeniami roślin tworząc mykoryzę, wreszcie mogą tworzyć synergię ze stawonogami, zapewniając im pożywienie w zamian za pomoc w rozprzestrzenianiu się (Spatafora i in., 2017).

Basidiomycota

Grzyby podstawkowe to stosunkowo dobrze poznany typ grzybów, w którym opisano około 50 000 gatunków (Willis, 2018). Są to grzyby głównie lądowe, nieliczne żyją w środowisku wodnym. Grzyby podstawkowe pełnią wiele kluczowych funkcji w ekosystemach. Niektóre gatunki są symbiontami, tworzącymi mykoryzę z roślinami (głównie drzewami). Inne pełnią funkcję saprotrofów, wśród których są grzyby zdolne do rozkładu ligniny, odpowiedzialne za rozkład drewna. Wreszcie część z nich wyspecjalizowała się w pasożytnictwie (He i in., 2022). Mimo tak szerokiego spektrum funkcji ekosystemowych, w kontekście relacji z owadami najlepiej poznane są gatunki wchodzące w relacje mutualistyczne, między innymi grzyby z rodziny Pterulaceae wchodzące w interakcje z mrówkami (Dejean i in., 2023). Niemniej jednak można wyróżnić także kilka znanych gatunków, które infekują owady, np. z rodzajów *Uredinella* oraz *Septobasidium* (Araújo i Hughes, 2016).

Oomycota

Oomycota to grupa nitkowatych organizmów, które nie są grzybami (nie należą do królestwa Fungi, lecz do Chromista), ale ze względu na podobną ekologię i pewne cechy wspólne z grzybami są badane przez mykologów i nazywane organizmami grzybopodobnymi. Od grzybów różnią się cechami morfologicznymi i fizjologicznymi. Pośród nich najbardziej charakterystyczna jest obecność celulozy w ścianie komórkowej, w przeciwieństwie do chityny u grzybów właściwych. To, co w głównej mierze łączy je z grzybami, to tworzenie różnych typów zarodników i strzępek. Organizmy te znane są głównie jako patogeny, ponad 60% znanych gatunków infekuje rośliny, a najbardziej znany z nich to *Phytophthora infestans*, który powoduje chorobę ziemniaków i pomidorów (Ghimire i in., 2022). Istnieją też doniesienia o gatunkach powodujących choroby wśród owadów. Takim gatunkiem jest m.in. *Pythium carolinianum*, który powoduje infekcje u larw komarów (Müller i in., 2000).

OWADY TWORZĄCE INTERAKCJE Z GRZYBAMI I ORGANIZMAMI GRZYBOPODOBNYMI – CHARAKTERYSTYKA TAKSONOMICZNA

Według Araùjo i Hughes (2016), grzyby i organizmy grzybobodobne ze wspomnianych typów infekują owady z 20 rzędów. Analiza źródeł literaturowych pozwala także wyróżnić rzędy owadów, wśród których nie wykazano antagonistycznych relacji z grzybami, natomiast istnieją doniesienia na temat interakcji nieantagonistycznych. W Tabeli 1 zestawiono grupy taksonomiczne owadów, w przypadku których stwierdzono jakiejkolwiek interakcje z grzybami i organizmami grzybobodobnymi w środowisku naturalnym. Pod uwagę wzięto interakcje występujące powszechnie. Interakcje, które w literaturze zostały opisane jako przypadkowe, zostały pominięte.

Brak stwierdzenia interakcji nie świadczy o braku istnienia jej w rzeczywistości. Tabela 1 ma charakter przeglądowy, jej celem jest wskazanie potencjalnych kierunków badawczych w opisywanym temacie.

ZRÓŻNICOWANIE INTERAKCJI GRZYBÓW I ORGANIZMÓW GRZYBOPODOBNYCH Z OWADAMI

Interakcje antagonistyczne

Interakcje antagonistyczne to takie oddziaływania pomiędzy osobnikami, w których jeden osobnik działa niekorzystnie na drugiego. Pośród nich możemy wyróżnić: drapieżnictwo (czyli zabijanie i zjadanie jednego organizmu przez drugi) (Koperski 1999), konkurencję (czyli zabieganie o dany zasób, którego podaż jest ograniczona) (Begon i in., 2009) oraz pasożytnictwo (definicja w kontekście tej pracy została podana poniżej). Drapieżnictwo w przypadku grzybów ma nieco inny charakter niż w przypadku zwierząt, ponieważ sprowadza się do zastawiania „pułapek”, które umożliwiają zewnętrzne strawienie organizmu. Mechanizm drapieżnictwa wśród grzybów jest opisany niemal wyłącznie w przypadku polowania na nicienie, dlatego nie został w niniejszej pracy uwzględniony. Istnieją

naukowe doniesienia dotyczące wzajemnej konkurencji owadów i grzybów, natomiast najwięcej prac badawczych traktuje o pasożytnictwie.

Konkurencja

Mimo że owady i grzyby znacznie różnią się od siebie, to żyjąc w tych samych siedliskach często korzystają z identycznych zasobów pokarmowych. Konkurując o nie oba organizmy ponoszą straty, gdyż każdy z nich jest w pewnym stopniu hamowany przez obecność drugiego. Przykładem takiej relacji jest interakcja muchy *Drosophila melanogaster* z workowymi pleśniami *Aspergillus niger* i *Alternaria tenuis*. W badaniu przeprowadzonym przez Rohlfsa i in. (2005) muchy oraz grzyby hodowano na wspólnym, sztucznie przygotowanym podłożu, co pozwoliło ocenić ich wzajemny wpływ. Wyniki pokazały, że przy niskiej gęstości larw pleśnie znacząco obniżały ich przeżywalność, przy większym zagęszczeniu efekt negatywnego działania grzybów słabł, a w sytuacji, gdy liczba larw była dominująca, obserwowano zahamowanie wzrostu grzybów. Zjawisko to ilustruje korzyści płynące z działania zbiorowego, czyli efektu agregacji, który umożliwia larwom lepsze radzenie sobie z konkurencją ze strony grzybów.

Pasożytnictwo

Jest to bez wątpienia najlepiej poznana interakcja w relacjach grzyb–owad. Prawdopodobnie dlatego, że już od XVII w. zaczęto zauważać potencjał zastosowania grzybów w biokontroli. Możliwości komercyjnego zastosowania grzybów spowodowały duży postęp nauki w tej dziedzinie.

Jest wiele definicji pasożytnictwa przytaczanych przez różnych autorów (Crofton 1971, Dyakov 2007, Araùjo i in., 2003). Niniejsza praca rozpatruje pasożytnictwo grzybów na owadach w kontekście zysków i strat w układzie pasożyt–żywiciel, czyli relacji, w której grzyb lub organizm grzybobodobny kosztem owada pozyskuje substancje odżywcze i ośrodek dyspersji zarodników. Vega i in. (2009) definiują różne sposoby odżywiania się entomopatogenicznych grzybów jako:

Tabela 1. Owady tworzące interakcje z grzybami i organizmami grzybobodobnymi (zestawiono na podstawie: Araujo i Hughes 2016, Foottit i in., 2018, Talabante i Bernal 2022, Melo i in., 2024, Mitina i in., 2024)

Lp.	Rząd (nazwa polska)	Rząd (nazwa łacińska)	Występowanie interakcji z grzybami lub organizmami grzybobodobnymi
1	Karaczany	<i>Blattodea</i>	?
2	Chrzęszcze	<i>Coleoptera</i>	+
3	Skorki, cęgosze	<i>Dermaptera</i>	+
4	Muchówki	<i>Diptera</i>	+
5	Nogoprządki	<i>Embiopoda</i>	?
6	Jętki	<i>Ephemeroptera</i>	+
7	Górczyki	<i>Grylloblattoptera</i>	?
8	Pluskwiaki	<i>Hemiptera</i>	+
9	Błonkówki	<i>Hymenoptera</i>	+
10	Termity	<i>Isoptera</i>	+
11	Motyle	<i>Lepidoptera</i>	+
12	Modliszki	<i>Mantodea</i>	+
13	Wojsilki	<i>Mecoptera</i>	–
14	Wielkoskrzydłe	<i>Megaloptera</i>	–
15	Przerzutki	<i>Microcoryphia</i>	?
16	Sieciarki	<i>Neuroptera</i>	+
17	Ważki	<i>Odonata</i>	+
18	Prostoskrzydłe	<i>Orthoptera</i>	–
19	Straszyki	<i>Phasmida</i>	+
20	Wszy i wszoły	<i>Phthiraptera</i>	?
21	Widelnice	<i>Plecoptera</i>	+
22	Gryzki	<i>Psocoptera</i>	+
23	Wielbłądki	<i>Raphidioptera</i>	–
24	Pchły	<i>Siphonaptera</i>	+
25	Wachlarzoskrzydłe	<i>Strepsiptera</i>	–
26	Wciornastki, przylżeńce	<i>Thysanoptera</i>	Wykazano sztucznie wywołaną interakcję
27	Chruściki	<i>Trichoptera</i>	+
28	Glebiki, skrytaki	<i>Zoraptera</i>	+
29	Rybiki	<i>Zygentoma</i>	+

Objaśnienia:

- +
 -
 - ?
- stwierdzono interakcję
interakcji nie stwierdzono
brak jednoznacznych doniesień

- **Biotrofię** – cały cykl życiowy grzyba odbywa się w interakcji z żywym organizmem owada, łącznie z wytworzeniem zarodników – pasożyt nie zabija żywiciela;
- **Hemibiotrofię** – grzyby przed uwolnieniem zarodników zabijają żywiciela – w tej grupie znajduje się znacząca większość grzybów entomopatogenicznych.

Pasożytnictwo grzybów względem owadów można także rozpatrywać w kontekście ścisłości związku jako fakultatywne i obligatoryjne (Bałazy, 2000). Jak w przypadku wszystkich interakcji grzybów z innymi organizmami, tworzą one rodzaj kontinuum nie tylko odzwierciedlające zróżnicowanie tych relacji, lecz także ich zmienność w zależności od warunków środowiskowych. Grzyby trudno dopasować w sztywne ramy, a badania ciągle odkrywają złożoność adaptacji żywieniowych tych organizmów. Grzyby entomopatogeniczne pełnią kluczową rolę w regulowaniu gęstości populacji owadów w przyrodzie. Przeciwdziałanie układowi odpornościowemu owadów wymaga od nich wytworzenia szeregu adaptacji, które pozwalają na skuteczną infekcję. Zróżnicowanie i plastyczność mechanizmów infekcji to kluczowe atrybuty, które umożliwiły grzybom osiągnięcie ewolucyjnego sukcesu w relacjach pasożytniczych (Gao i in., 2011).

Owady są infekowane przez grzyby, gdy zarodniki grzybowe przylegają do oskórka lub są spożywane z pokarmem. Grzyby mają zdolność do przylegania i penetrowania kutikuli owadów za pomocą rurek zarodnikowych, które wydzielają białka trawiące chitynę i lipidy. Gdy wnika do ciała żywiciela, układ odpornościowy owada zaczyna walkę z komórkami grzybowymi. Pierwszą linią obrony owada jest melanizacja, która często objawia się powstaniem czarnych plam na oskórku. Produkty pośrednie, z których powstaje melanina, wskazują na jej właściwości grzybobójcze a sama melanina tworzy warstwę izolującą komórki grzyba od ciała gospodarza. Grzyby potrafią ograniczać zdolności poznawcze receptorów owada, które są skorelowane z wytwarzaniem przeciwrzybiczych peptydów. Owady są w stanie odpowiadać na tę strategię kolejnym mechanizmem obronnym produkując szereg metabolitów pomagających

w zwalczeniu patogenu. Zależności te świadczą o długotrwałej koewolucji tych organizmów (Vilcinskas, 2019).

Jednym ze sztandarowych przykładów pasożytnictwa grzybów na owadach są grzyby z rodzaju *Metarhizium*. Są to workowce rozpowszechnione na całym świecie, pełniące niezwykle ważną funkcję ekologiczną. Część gatunków z tego rodzaju może funkcjonować jako endofity roślin, a rolę pasożyta przyjmować jedynie fakultatywnie. Inne natomiast, swoje główne źródło pożywienia zdobywają pasożytując obligatoryjnie na innych organizmach. Grzyby wyspecjalizowane jako endofity mogą infekować szerokie spektrum owadów wykorzystując bogatą gamę enzymów i toksyn. Ci oportuniści pokarmowi mają utraconą zdolność mejozy, więc wykorzystują zainfekowane organizmy jako nośnik informacji genetycznej i miejsce rekombinacji. Gatunki, które nie są wyspecjalizowane jako endofity, zachowują zdolność mejozy, ponieważ infekują one zwykle konkretne gatunki owadów, a to wymusza na nich ciągłą zmienność genetyczną pozwalającą na wygranie „wyścigu zbrojeń” z układem immunologicznym owada lub innego gospodarza (St. Leger i in., 2020).

Jednym z najbardziej znanych gatunków wśród opisywanego rodzaju jest *Metarhizium anisopliae*. Gatunek ten jest przykładem grzybowego oportunisty. Wykazuje on plastyczność fenotypową, a jednym z objawów takiej zmienności jest produkcja dwóch różnych typów zarodników w zależności od środowiska – blastospor i konidiów. Blastospory zapewniają na ogół większą zjadliwość (kiełkują szybciej niż konidia). Różnice można zaobserwować również w przypadku struktury obu typów zarodników. Konidia posiadają warstwę białek hydrofobowych umożliwiających przyleganie do oskórków owadów o tym samym ładunku. Blastospor nie posiadają hydrofobin, co pozwala na lepsze przyleganie do oskórków o ładunku hydrofilowym, szczególnie w środowisku wodnym. Kolejne różnice można zaobserwować w przypadku ekspresji genów. Wykazano, że przebiega ona inaczej podczas wzrostu na oskórkach różnych owadów, co wskazuje na możliwości szybkiej specjalizacji względem gospodarza (Iwanicki i in., 2025).

Niektóre gatunki grzybów mają bardziej skomplikowany model infekcji. Maczużnik *Ophiocordyceps unilateralis* infekuje mrówki i zmienia ich behavior. Odpowiedzialny jest za powodowanie choroby szczytowej: mrówka zawisa żuwaczkami na liściu na wysokości odpowiedniej dla rozwoju i rozprzestrzeniania się zarodników grzyba – w 98% przypadków mrówka wgryza się w żyłkę centralną liścia i kieruje się dokładnie na południe. Maczużnik pobiera substancje odżywcze z ciała gospodarza i tworzy wyrastającą z jego głowy „łodyżkę”, która wysypuje zarodniki na znajdującą się w pobliżu kolonię mrówek. Jeśli zarodniki chybią, *O. unilateralis* jest w stanie wytworzyć więcej zarodników, które rozprzestrzeniają się na wszystkie strony. Wykazano, że grzyb nie infekuje mózgu mrówki, a stymuluje mięśnie za pomocą substancji chemicznych (Sheldrake, 2020).

Istnieje wiele więcej przykładów grzybów zmieniających behavior żywiciela. Do tej kategorii należy także *Entomophthora muscae* z typu Entomophthoromycota. Jest to pasożyt muchówek o bardzo wąskim spektrum infekcji, ponieważ infekuje tylko kilka gatunków m.in. *Musca domestica*, *Delia redicum*, *Drosophila melanogaster*. Pierwszy etap infekcji przebiega bardzo podobnie w stosunku do klasycznych grzybowych pasożytów. Zakażne konidia przylegają do ciała muchy i wytwarzają strzępki penetrujące kutikulę, następnie ich zawartość jest uwalniana do jamy ciała owada, protoplasty namnażają się w ciele żywiciela, wykorzystując zasoby tłuszczowe jako źródło pożywienia. Omijają przy tym istotne narządy, aby utrzymać muchę przy życiu. Rozwój kolejnego pokolenia zarodników trwa w zależności od zainfekowanego gatunku owada 5–7 dni. W ostatnich dniach życia infekowane są narządy żywiciela. Zwiększona zostaje również jego aktywność. *E. muscae* powoduje swego rodzaju chorobę szczytową podobną jak w przypadku *O. unilateralis*. Mucha podnosi się do lotu, po czym siada na szycie rośliny, a następnie zostaje przytwierdzona do liścia przez specjalne struktury wytworzone przez patogen. Na koniec konidiofory przebijają się przez tagmy odwłoka i wysypują

zarodniki na kolejne znajdujące się w pobliżu osobniki. Ponadto wykazano, że zainfekowane samice much domowych wabią samców związkami wyprodukowanymi przez grzyby, zachęcając ich do kopulacji, zwiększając tym samym szansę na dyspersję zarodników. Niektóre prace sugerują, że *E. muscae* wpływa również na preferencje termiczne żywicieli, ale brakuje wystarczającej liczby dowodów na potwierdzenie tej tezy (De Fine Licht i in., 2023).

Organizmy grzybopodobne również mają swój udział w powodowaniu chorób owadów. *Leptolegnia chapamanii* jest lęgniowcem (Oomycota) powodującym choroby larw komarów *Aedes aegypti* i *Culex pipiens* (Pielizza i in., 2007). Infekcja następuje poprzez penetrowanie oskórki przez strzępki wyrastające z zarodników lub poprzez kiełkowanie zoospor w jelicie gospodarza w wyniku połknięcia. Pasożyt w pierwszej kolejności infekuje głowę ofiary a dopiero w późniejszym etapie infekcji choroba przenosi się na inne narządy (Zattau i McInnis, 1987).

Interakcje nieantagonistyczne

Interakcje nieantagonistyczne to zależności, w których żaden z organizmów, który je tworzy nie odnosi strat. Wśród nich można wyróżnić neutralizm, komensalizm oraz mutualizm. Neutralizm jest oddziaływaniem obojętnym, polegającym na tym, że organizmy żyjące we wspólnym siedlisku nie wykazują interakcji prowadzących do zysków lub strat po żadnej ze stron. Komensalizm polega na uzyskiwaniu korzyści przez jednego symbionta podczas gdy drugi nie otrzymuje żadnej korzyści ani nie ponosi strat. Mutualizm to relacja polegająca na osiągnięciu obustronnej korzyści przez symbionty (Mackenzie i in., 2009). W relacjach owadów z grzybami można zaobserwować każdą z tych relacji. W niniejszej pracy skupiono się jedynie na mutualizmie, ponieważ ze wszystkich interakcji nieantagonistycznych został najlepiej zbadany, ponadto adaptacje mutualistyczne na tle innych wyróżniają się szczególnie, prezentując szereg interesujących przystosowań morfologicznych i behawioralnych w relacjach organizmów.

Mutualizm

Mutualizm również można rozpatrywać w kontekście ścisłości związku jako obligatoryjny i nieobligatoryjny (fakultatywny) (Mackenzie i in., 2009). Ten pierwszy dotyczy organizmów, które w toku ewolucji uzależniły się od siebie na tyle mocno, że nie mogą bez siebie funkcjonować. Mutualizm nieobligatoryjny oznacza związek, który nie warunkuje prawidłowego funkcjonowania tych organizmów. W zależności od panujących warunków związku te mogą ulegać zacieśnianiu, rozluźnianiu lub może nie być ich wcale. Nie zawsze stopień znajomości interakcji pozwala na określenie, czy dana interakcja jest obligatoryjna czy nieobligatoryjna. Wyróżnić za to możemy role, jakie pełnią wobec siebie omawiane organizmy. W literaturze najczęściej opisywane są sytuacje, w których owady korzystają z owocników grzybów jako schronienia lub miejsca rozwoju larw (Santamaria i in., 2023). Dobrze zbadane jest także zjawisko mykofagii, czyli odżywiania się owadów grzybami, przy czym grzyby mogą stanowić podstawę diety, tylko element uzupełniający lub przypadkowy (Santamaria i in., 2023). Z perspektywy owadów korzyści wynikające z takiej interakcji są bardzo zróżnicowane, grzyby natomiast w jej wyniku zwykle zwiększają możliwość dyspersji zarodników. Na podstawie przeglądu literatury wyróżniono trzy główne typy mutualizmu ze względu na korzyści, które zyskują owady w interakcjach symbiotycznych. Jest to mutualizm żywieniowy, ochronny i obronny.

Mutualizm żywieniowy (mykofagia)

Owady spożywają grzyby z różnych powodów. Niektóre robią to „intencjonalnie” w celu uzupełnienia braków w diecie (zjawisko powszechne np. u owadów żyjących w drewnie), inne zgryzają owocniki w celu zapewnienia sobie miejsca do życia, część z nich zjada grzyby przypadkowo, wraz ze swoim docelowym pożywieniem (Santamaria i in., 2023). Niezależnie od pobudek, mykofagia jest korzystna dla grzybów, ponieważ prowadzi do roznoszenia zarodników sprzyjającego rozprzestrzenianiu się. Dla owadów zjada-

nie grzybów może być neutralne lub przynosić korzyści. Istnieje wiele doniesień o mutualistycznych zależnościach związanych ze spożywaniem grzybów przez owady.

Jednym z najczęściej wskazywanych przypadków obopólnie korzystnych relacji grzybów i owadów jest zjawisko ambrozji. Nazwa „ambrozja” odnosi się bezpośrednio do ryjkowców podrodzin Scolytinae i Platypodinae. Chrząszcze te wykazują zdumiewające przystosowanie ewolucyjne do osiągania korzyści z interakcji z grzybami. Wyposażone są w specjalne struktury – mykangia, pozwalające na transportowanie grzybów do swoich kryjówek znajdujących się w martwym drewnie. Z kolei środowisko martwego drewna sprzyja rozwojowi grzybów. Tworzą one rozległe galerie na ścianach korytarzy wydrążonych przez owady. Chrząszcze korzystają z dobrze rozwiniętych owocników grzybów jako pożywienia oraz z efektu zmiękczenia drewna przez grzybowe enzymy, a grzyby wykorzystują je jako wektor dyspersji zarodników. Badania molekularne wykazują, że przystosowanie tych chrząszczy do hodowania grzybów wyewoluowało niezależnie wiele razy, a grzyby w toku ewolucji przystosowały się to tej relacji przynajmniej osiem razy. Relacje te są tak ścisłe, że w wielu wypadkach obserwuje się powiązanie określonych typów mykangiów z konkretnymi gatunkami grzybów z takich rodzajów jak *Ambrosiella*, *Rafaellea* i *Dryadomyces* (Keyhani i in., 2021).

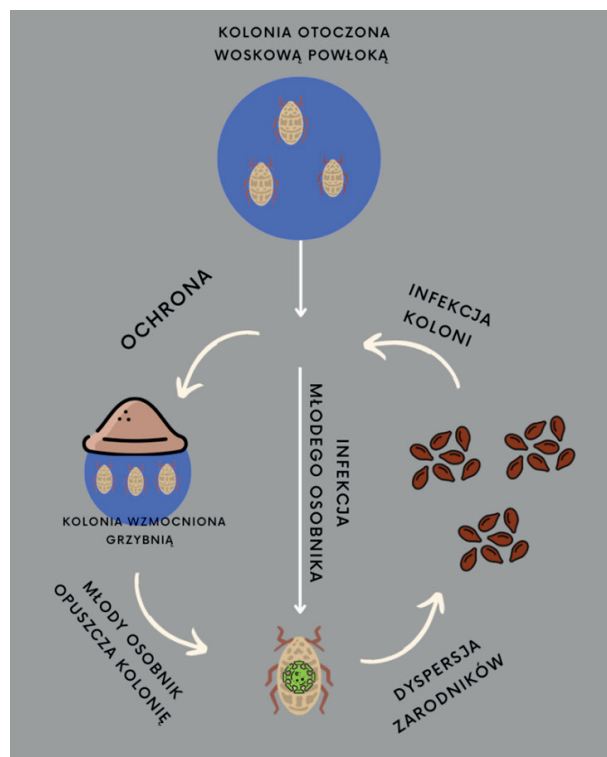
Podobny sposób „uprawy grzybów” można znaleźć u mrówek z plemienia Attini. Mrówki te w zależności od gatunku wykształciły różne strategie kultywacji podłoża. Gatunek *Aptero-stigma megacephala* wykorzystuje grzyby z rodziny Leucocoprineae. Do tworzenia podłoża pod wzrost grzybów wykorzystują odchody stawonogów i pozostałości roślinne. Inny mechanizm rozwoju grzybów można zaobserwować u mrówek wyższych z tego samego plemienia – *Paramycetophylax bruchi*. Gatunek ten znany jest ze ścinania liści jadaloszyny *Prosopis flexuosa* w celu umieszczenia ich w specjalnych ogrodach w mrowisku. Liście są dobrym podłożem dla wzrostu grzybów, a grzyby z kolei służą mrówkom za pożywnie. Oprócz mró-

wek z plemienia Attini okazjonalne żerowanie na grzybach zaobserwowano u rodzajów *Aphaenogaster*, *Pheidole*, *Tetramorium*, *Camponotus* i *Iridomyrmex* (Dejean i in., 2023).

Mechanizmy związane z hodowlą grzybów wykazano również u termitów (Isoptera). Termity tworzą struktury zbudowane z odchodów i resztek roślinnych, na których rozwijają się grzyby z rodzaju *Termitomyces*. Podobnie jak u mrówek, grzyby służą owadom za pokarm, prawdopodobnie w celu uzupełnienia diety ubogiej w azot. Ponadto grzyby utrzymywane w gnieździe mogą pomagać w rozkładzie ligniny, która utrudnia trawienie celulozy (Hyodo i in., 2003). W jelitach termitów znaleziono także drożdże, które zdolne są do trawienia hemiceluloz (*Scheffersomyces stipitis*, *Scheffersomyces segobiensis*, *Candida shehatae*, *Candida ergatensis* i *Enteroramus dimorphus*). Podejrzewa się, że gdyby nie obecność wspomnianych grzybów, pozyskiwanie energii z tych polisacharydów nie byłoby możliwe, ponieważ w ich organizmie nie znaleziono endogennych hemicelulaz. Nie jest to jedyny przypadek obecności grzybów w mikrobiocie jelitowej owadów. Grzyby w jelitach wstępują również jako komensale, nie powodując chorób, mogą być przekazywane pionowo, z rodziców na potomstwo (Stefanini 2018).

Mutualizm obronny

Organizmy współżyjące ze sobą zapewniają sobie wzajemną ochronę poprzez zapewnianie miejsca do życia (przykłady powyżej) i ochronę przed czynnikami zewnętrznymi, w tym drapieżnikami. Ciekawy rodzaj obronnego mutualizmu został zaobserwowany w relacji entomopatogenicznego grzyba podstawkowego *Septobasidium* z czerwcami (Coccoidea) z rodziny Diaspididae. Owady te tworzą specjalne powłoki, które zapewniają ochronę przed drapieżnikami i czynnikami zewnętrznymi. Powłoki te jednak charakteryzują się niską wytrzymałością. Dodatkową ochronę zapewnia grzyb *Septobasidium* (Ryc.1.). Czerwce tworzą w nim kory-



Ryc. 1. Interakcja *Septobasidium* z czerwcami (rycina własna na podstawie Araujo i Hughes 2016).

tarze i komory zapewniające schronienie wielu pokoleniom owadów w kolonii. Niektóre z osobników są infekowane przez protektora, który wysysa z owadów składniki odżywcze, co powoduje ich karłowatość i bezpłodność. *Septobasidium* „więzi” lub „hoduje” czerwce otaczając je strzępkami, a opuszczenie kolonii przez młode osobniki chcące założyć nową, może zakończyć się infekcją (Araujo i Hughes, 2016). Taka relacja daje wiele korzyści czerwcom, ale szala zysków jest przechylona na stronę grzyba. Zyskuje on bowiem stały dostęp do pożywienia oraz pewny wektor dyspersji zarodników (Araujo i Hughes, 2016).

Mutualizm ochronny

Wzajemna ochrona może również polegać na wsparciu metabolicznym. Grzyby oraz chrząszcze są zdolne do wytwarzania antybiotyków oraz innych metabolitów mogących wspomagać walkę

z potencjalnymi „szkodnikami”. Opisany mechanizm można zaobserwować u chrząszcza *Euops chinensis*, który także należy do owadów hodujących grzyby. Składa on swoje jaja w zawiniętych liściach, w których zaszczipiane są również grzyby. Wang i in. (2015) prezentują hipotezę, według której antybiotyki produkowane przez grzyby mogą zwiększać przeżywalność larw. Ci sami badacze opisują przypadek mrówek z gatunku *Cyphomyrmex minutus*, które potrafią produkować enzymy tłumiące lub eliminujące rozwój konkurencyjnych gatunków grzybów w stosunku do grzybów hodowanych przez ten gatunek.

Inne przykłady relacji mutualistycznych

Niekiedy grzyby mogą przyczyniać się do sukcesu reprodukcyjnego owadów. Dzieje się tak w przypadku muchówek z rodzaju *Drosophila*. Wykazano, że udział drożdży w ich diecie przyczynia się do przyspieszenia rozwoju i zwiększenia rozmiarów, a szerokość frontalnej części głowy samca ma wpływ na sukces reprodukcyjny. Ponadto istnieją doniesienia, że samce obdarowujące samicę prezentem godowym w formie grzybów czynią ją bardziej skłoną do podjęcia kopulacji (Stefanini, 2018). Badania prowadzone przez Norry’ego i Vilardiego (1996) potwierdzają faworyzację samców z większymi częściami głowy, zaznaczając przy tym, że gdy zabrano im możliwość obdarowania samic „prezenterem godowym” w postaci drożdży ta forma dobru płciowego nie miała zastosowania.

Mniej spektakularną, ale istotną ekologicznie relację można zaobserwować u kilku przedstawicieli rzędu Harpellales z rodzaju *Smittium*. Większość grzybów z rzędu Harpellales funkcjonuje w jelitach bezkręgowców jako komsale. *Smittium* jednak mogą dostarczać steroli oraz witamin z grupy B larwom komarów. Dzięki obecności w jelitach grzyby mogą infekować komórki generatywne i przenosić się na kolejne pokolenia. Nie wszystkie gatunki z opisywanego rodzaju są jednak nieszkodliwe dla gospodarzy. *Smittium morbosum* jest śmiertelny dla koma-

rów, ponieważ hamuje wytwarzanie hormonu linienia – ekdyzonu (Benjamin i in., 2004).

ZNACZENIE EKOLOGICZNE INTERAKCJI GRZYPÓW I ORGANIZMÓW GRZYBOPODOBNYCH Z OWADAMI

Powyższe przykłady wskazują zróżnicowanie i złożoność relacji między grzybami i organizmami grzybobodobnymi a owadami. Interakcji jest o wiele więcej, a każda z nich pełni ważną rolę ekologiczną. Grzyby entomopatogeniczne mają istotny wkład w regulowanie liczebności populacji bezkręgowców, pozwalając tym samym zachować równowagę w przyrodzie (Araújo i Hughes 2016). Wiele z nich potrafi zmieniać swój sposób odżywiania i co za tym idzie cechy funkcjonalne w ciągu jednego cyklu życiowego, pełniąc tym samym istotną rolę na wielu płaszczyznach ekosystemu (St. Leger i in., 2020). Na przykład niektóre gatunki mogą pełnić funkcję endofitów lub grzybów mykoryzowych, a w kontakcie z owadem stają się pasożytami (Hajek i Leger, 1994; Altinoki in., 2019). Grzyby wchodzące w mutualistyczne relacje z owadami umożliwiają im życie w trudnych warunkach środowiskowych, wzbogacając ich dietę o istotne pierwiastki (Dejean i in., 2023). Mogą także wpływać na prawidłowy rozwój owadów (Wang i in., 2015) lub stanowić element ich mikrobioty jelitowej (Benjamin i in., 2004; Stefanini 2018). W niniejszej pracy wyróżniono kilka rodzajów usług, które mogą otrzymywać od siebie wzajemnie owady i grzyby w środowisku naturalnym, istotnych z punktu widzenia funkcjonowania ekosystemu. Grzyby jako beneficjenci usług w relacji owady–grzyby niemal zawsze otrzymują możliwość dyspersji zarodników, natomiast owady zyskują między innymi możliwość zdobywania pożywienia (poprzez hodowanie grzybni lub zgryzanie dziko rosnących owocników i strzępek), schronienia (składając jaja w owocnikach) (Santamaria i in., 2023; Araújo i Hughes, 2016) oraz dostęp do ochrony przed patogenami, wykorzystując antybiotyczne właściwości grzybów (Wang i in., 2015).

MOŻLIWOŚCI WYKORZYSTANIA INTERAKCJI GRZYBY-OWADY PRZEZ CZŁOWIEKA

Interakcje grzybów z owadami mają wysoki potencjał wykorzystania gospodarczego i komercyjnego. Analiza prac naukowych wskazuje nawet, że wśród grzybów entomopatogenicznych najczęściej badane są te, które mogą być dobrą alternatywą dla konwencjonalnych chemicznych środków ochrony roślin. Tradycyjne insektycydy mogą mieć szkodliwy wpływ na otaczające środowisko, zabijać owady, które nie tylko nie są zagrożeniem dla plantacji, ale mają kluczowe znaczenie dla plonów, jak zapylacze (Islam, 2021). Większość grzybowych entomopatogenów jest wybiórcza pod względem infekowanych gospodarzy, dlatego wybierając odpowiedni gatunek można zwalczyć gradację konkretnego szkodnika, bez znaczącej ingerencji w ekosystem (Bałazy, 2000). Kolejną zaletą stosowania grzybów pasożytniczych na owadach jest ich szerokie rozprzestrzenienie i zdolność kielkujących zarodników do penetrowania oskórki, co ułatwia wnikięcie strzępek do ciała owada. Inne środki biokontroli takie jak bakterie i wirusy wymagają zjedzenia formy przetrwalnikowej przez owada, co ogranicza drogę infekcji. Ponadto niektóre grzyby mogą produkować zarodniki zarówno na martwym jak i na żywym ciele żywiciela, maksymalizując tym samym zdolność ich dyspersji (Islam, 2021). Do grzybów najczęściej typowanych do tego rodzaju zastosowań w rolnictwie należą rodzaje *Beauveria* i *Metarhizium*. Gatunki z tych rodzajów są opisywane w literaturze jako polifagiczne, czyli infekujące wielu żywicieli (Bałazy, 2000). Natomiast istnieją także szczepy grzybów, które wykazują specyficzność wobec określonego żywiciela. Stosowanie grzybów entomopatogenicznych nie jest w pełni bez wad (np. narażenie populacji zapylaczy na infekcje, brak możliwości stosowania fungicydów na polach uprawnych), natomiast umiejętne wykorzystanie ich zgodne z wiedzą naukową może mieć ogromny, pozytywny wpływ na dalszy rozwój rolnictwa. Głównymi trudnościami z wprowadzeniem ich do powszechnego stosowania jest ich wysoka cena w stosunku do tradycyjnych insektycydów, trudność w produkcji oraz fakt, że

uprawa powinna być wolna od fungicydów, aby dać możliwość przetrwania grzybom. Oprócz zastosowania grzybowych entomopatogenów w rolnictwie warto zauważyć, że grzyby z rodzaju *Beauveria* są w stanie infekować owady będące wektorem malarii (Islam, 2021). Lepsze poznanie tych grzybów może być szansą w walce z tą chorobą.

Poza wyżej wymienionymi zaletami, grzyby te mają zastosowanie również w przemyśle i medycynie. Grzyby z rodzaju *Metarhizium* są producentami enzymów i różnorodnych metabolitów wtórnych o działaniu przeciw grzybom, bakteriom, wirusom i komórkom nowotworowym. Rodzaj *Cordyceps* jest także wykorzystywany w tradycyjnej chińskiej medycynie, a badania naukowe częściowo potwierdzają jego korzystny wpływ na ludzki organizm (Paterson, 2008). Enzymy niektórych gatunków mogą być wykorzystywane jako katalizatory przemysłowe (Gao i in., 2011).

PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Przegląd literatury dotyczącej interakcji między grzybami i organizmami grzybopodobnymi a owadami wykonany na potrzeby niniejszej pracy wskazuje na różnorodność i złożoność interakcji opisywanych organizmów, a także na ich znany i potencjalny wpływ na procesy ekologiczne przebiegające w środowisku. Mimo że niektóre z tych interakcji są dobrze poznane, ogólny stan wiedzy na temat wzajemnych zależności pozostaje nadal fragmentaryczny. Najwięcej prac badawczych dotyczy grzybów pasożytniczych, zwłaszcza tych wykorzystywanych w biologicznej ochronie roślin, takich jak *Beauveria* czy *Metarhizium*. Interakcje te były i nadal są intensywnie badane głównie z uwagi na ich potencjał w zwalczaniu szkodników rolniczych, ale ich naturalna rola w ekosystemie nadal pozostaje słabo zbadana (Gielen, 2024). Zdecydowanie mniej uwagi poświęca się interakcjom nieantagonistycznym, mimo że mogą mieć one szczególne znaczenie ekologiczne, co pokazują prace opisujące lepiej zbadane przykłady, takie jak mutualizm żywieniowy mrówek (Dejean i in., 2023) czy chrząszczy

(Keyhani i in., 2021). Znaczące luki w wiedzy można zaobserwować w kwestii opisu innych wariantów mutualizmu, komensalizmu, a także konkurencji. Zdecydowanie brakuje również prac przeglądowych, zestawiających różne typy interakcji w jednym opracowaniu. Większość publikacji skupia się albo na jednej grupie organizmów, albo na jednym rodzaju relacji (najczęściej pasożytnictwie). Brakuje także danych na temat niektórych rzędów owadów. Tabella 1 zawarta w niniejszej pracy wskazuje, że mimo istnienia wielu prac naukowych, są rzędy, dla których nie znaleziono żadnych doniesień o interakcjach z grzybami, co może wynikać zarówno z realnego braku takich relacji, jak i z ograniczonego zainteresowania badaczy tymi grupami. Część interakcji może też występować, ale nie została jeszcze zaobserwowana lub zinterpretowana w odpowiedni sposób. Zestawienie różnych oddziaływań między taksonami pozwala na stwierdzenie, że interakcje grzybów i organizmów grzybobodpornych z owadami mają wysoki potencjał ekologiczny i mogą mieć duże znaczenie dla środowiska. Odkrycia w tej dziedzinie mogą dostarczyć cennych informacji o funkcjonowaniu sieci troficznych i oddziaływaniach między organizmami, bezpośrednich i pośrednich. Oprócz wspomnianych funkcji, grzyby entomopatogeniczne wykazują właściwości mogące mieć zastosowanie w rolnictwie, ogrodnictwie, leśnictwie, medycynie i w przemyśle, co jest dodatkowym aspektem, wskazującym na potrzebę badań tego obszaru. Współczesne metody badawcze, takie jak badania molekularne czy analizy z wykorzystaniem skaningowego mikroskopu elektronowego (SEM) mogą przyczynić się do postępu w tej dziedzinie nauki, co w przyszłości pozwoli na lepsze zrozumienie zjawiska koewolucji tych organizmów, ich bioróżnorodności i wpływu na funkcjonowanie ekosystemów.

OŚWIADCZENIE AUTORÓW

Autorzy potwierdzają, że są jedynymi autorami artykułu, samodzielnie opracowali jego treść oraz akceptują ostateczną wersję manuskryptu. Autorzy deklarują brak konfliktu interesów.

BIBLIOGRAFIA

- Afifah L., Aena A.C., Saputro N.W., 2019. Maize Media Enhance the Conidia Production of Entomopathogenic Fungi *Lecanicillium lecanii* also Its Effective to Control the Weevil *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Brentidae).
<http://doi.org/10.17503/agrivita.v44i3.3605>
- Alencar, Y.B., Ríos-Velásquez, C.M., Lichtwardt, R.W., & Hamada, N., 2003. Trichomycetes (Zygomycota) in the digestive tract of arthropods in Amazonas, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 799–810.
<https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000600016>
- Araújo, A., Jansen, A.M., Bouchet, F., Reinhard, K., & Ferreira, L.F., 2003. Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 5–11.
<https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900003>
- Araújo, J.P.M., & Hughes, D.P., 2016. Diversity of entomopathogenic fungi: which groups conquered the insect body? In B. Lovett & R.J. St. Leger (Eds.), *Advances in Genetics* (pp. 1–39. Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2016.01.001>
- Bałaży, S., 2000. Zróżnicowanie grup funkcjonalnych grzybów entomopatogenicznych. *Biotechnologia*, 3(50), 11–32. Instytut Chemii Bioorganicznej PAN.
https://rcin.org.pl/ichb/Content/140363/PDF/POZN271_175787_biotechnologia-2000-no3-balazy.pdf
- Begon, M., Townsend, C.R., & Harper, J.L., 2009. *Ecology: From individuals to ecosystems* (4th ed.). Blackwell Publishing.
- Benjamin, R.K., Blackwell, M., Chapela, I.H., Humber, R.A., Jones, K.G., Klepzig, K.D., Lichtwardt i in., (2004). Insect- and other arthropod-associated fungi. In G.M. Mueller, G.F. Bills, & M.S. Foster (Eds.), *Fungal Biology* (pp. 395–433). Elsevier Academic Press.
- Biedermann, P.H.W., & Vega, F.E., 2020. Ecology and evolution of insect–fungus mutualisms. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 431–455.
- Boddy, L., 2016. Interactions with humans and other animals. In D. Moore, G.D. Robson, & A.P.J. Trinci (Eds.), *The Fungi* (pp. 293–336). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382034-1.00009-8>
- Cali, A., Becnel, J.J., & Takvorian, P.M., 2017. Microsporidia. In J. Archibald, A. Simpson, & C. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists*. Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_27

- Crofton, H.D., 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62(2), 179–193.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000071420>
- De Fine Licht, H.H., Edwards, S., & Elya, C., 2023. Evolutionary ecology of an obligate and behaviorally manipulating insect-pathogenic fungus, *Entomophthora muscae*. *Fungal Ecology*, 63, 101218.
<https://doi.org/10.22541/au.167778641.14505987/v1>
- Dejean, A., Azémar, F., Naskrecki, P., Tindo, M., Rossi, V., Faucher, C., & Gryta, H., 2023. Mutualistic interactions between ants and fungi: a review. *Ecology and Evolution*, 13(8), e10386.
- Dufossé, L., Fouillaud, M., & Caro, Y., 2021. Fungi and fungal metabolites for the improvement of human and animal nutrition and health. *Journal of Fungi*, 7(4), 274.
<https://doi.org/10.3390/jof7040274>
- Elya, C., & De Fine Licht, H.H., 2021. The genus *Entomophthora*: bringing the insect destroyers into the twenty-first century. *IMA Fungus*, 12(1), 34.
<https://doi.org/10.1186/s43008-021-00084-w>
- Footitt, R.G., Adler, P.H., & Choe, J.C., 2018. Biodiversity of Zoraptera and their little-known biology. In R.G. Footitt & P.H. Adler (Eds.), *Insect Biodiversity* (pp. 199–217). Wiley Blackwell.
<https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch8>
- Gao, Q., Jin, K., Ying, S.H., Zhang, Y., Xiao, G., Shang, Y., Duan, Z., i in., 2011. Genome sequencing and comparative transcriptomics of the model entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *M. acridum*. *PLoS Genetics*, 7(1), e1001264.
- Ghimire, B., Saraiva, M., Andersen, C.B., Gogoi, A., Saleh, M., Zic, N., i in., 2022. Transformation systems, gene silencing and gene editing technologies in oomycetes. *Fungal Biology Reviews*, 40, 37–52.
<https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.11.001>
- Gielen, R., Ude, K., Kaasik, A., Pöldmaa, K., Teder, T., & Tammaru, T., 2024. Entomopathogenic fungi as mortality agents in insect populations: a review. *Ecology and Evolution*, 14(12), e70666.
<https://doi.org/10.1002/ece3.70666>
- Hajek, A.E., St. Leger, R.J., 1994. Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annual Review of Entomology*, 39, 293–322.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.39.010194.001453>
- He, M-Q., Zhao, R-L., Liu, D-M., Denchev, T.T., Bege-row, D., i in., 2022. Species diversity of Basidiomycota. *Fungal Diversity*, 114(1), 281–325.
<https://doi.org/10.1007/s13225-021-00497-3>
- Hyodo, F., Tayasu, I., Inoue, T., Azuma, J.I., Kudo, T., & Abe, T., 2003. Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae: Isoptera). *Functional Ecology*, 17(2), 186–193.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00718.x>
- Islam, W., Adnan, M., Shabbir, A., Naveed, H., Abubakar, Y.S., Qasim, M., Tayyab, M., i in., 2021. Insect-fungal-interactions: a detailed review on entomopathogenic fungi pathogenicity to combat insect pests. *Microbial Pathogenesis*, 159, 105122.
<https://doi.org/10.1016/j.micpath.2021.105122>
- Iwanicki, N.S.A., Gotti, I.A., Delalibera, I., & De Fine Licht, H.H., 2025. Host-specific patterns of virulence and gene expression profiles of the broad-host-range entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 209, 107779.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2024.108242>
- Joseph, R., & Keyhani, N.O., 2021. Fungal mutualisms and pathosystems: life and death in the ambrosia beetle mycangia. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 105, 3393–3410. DOI: 10.1007/s00253-021-11268-0.
<https://doi.org/10.1007/s00253-021-11268-0>
- Koperski, P., 1999. Strategie pokarmowe słodkowodnych drapieżników. *Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych*, 48(4), 425–434.
- Mackenzie, A., Ball, A.S., & Virdee, S.R., 2009. *Ekologia. Krótkie wykłady*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G., Lemke, P., 2001), *Chytridiomycota. Systematics and Evolution: Part A*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 93–112.
- Melo, T., dos Reis, J.B.A., Pujol-Luz, J.R., Rafael, J.A., de Oliveira, B.C., de Souza, D.J., 2024. Revealing a new possible camouflage strategy: Use of fungal spores in the ‘trash package’ of Chrysopidae larvae. *Symbiosis*, 94, 65–70
<https://doi.org/10.1007/s13199-024-01014-1>
- Mitina, G.V., Stepanycheva, E.A., Chogloкова, A.A., 2024. New approaches to evaluating the effectiveness of entomopathogenic fungi in microbiological plant protection against the Western Flower Thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera, Thripidae). *Entomological Review*, 104, 110–115.
<https://doi.org/10.1134/S0013873824020027>

- Mudrončeková, S., Mazán, M., & Nemčovič, M., 2013. Entomopathogenic fungus species *Beauveria bassiana* (Bals.) and *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) used as mycoinsecticide effective in biological control of *Ips typographus* (L.). *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 2(6), 2469–2472.
- Niskanen, T., Lücking, R., Dahlberg, A., Gaya, E., Suzuki, i in., (2023) Pushing the Frontiers of Biodiversity Research: Unveiling the Global Diversity, Distribution, and Conservation of Fungi. *Annual Review of Environment and Resources*, 48, 149–76.
<https://doi.org/10.1146/annurev-environ-112621-090937>
- Norry, F.M., Vilardi, J.C., 1996. Size-related sexual selection and yeast diet in *Drosophila buzzatii* (Diptera: Drosophilidae). *J Insect Behav* 9, 329–338
<https://doi.org/10.1007/BF02213875>
- Paterson, R.R.M., 2008. *Cordyceps* – a traditional Chinese medicine and another fungal therapeutic biofactory? *Phytochemistry*, 69(7), 1469–1495.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2008.01.027>
- Pelizza, S.A., López Lastra, C.C., Maciá, A., Bisaro, V., García, J.J., 2007. Effects of temperature, pH and salinity on the infection of *Leptolegnia chapmani* Seymour (Peronosporomycetes) in mosquito larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 96(2), 133–137.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2007.04.005>
- Phukhamsakda, C., Nilsson, R.H., Bhunjun, C.S., Jeewon, R., McKenzie, E.H.C., i in., 2022. The numbers of fungi: contributions from traditional taxonomic studies and challenges of metabarcoding. *Fungal Diversity*, 114, 327–386.
<https://doi.org/10.1007/s13225-022-00502-3>
- Redman, R.S., Dunigan, D.D., Rodriguez, R.J., 2001. Fungal symbiosis from mutualism to parasitism: who controls the outcome, host or invader? *New Phytologist*, 151(3), 705–716.
<https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00210.x>
- Rohlf, M., Obmann, B., Petersen, R., 2005. Competition with filamentous fungi and its implication for a gregarious lifestyle in insects living on ephemeral resources. *Ecological Entomology*, 30(5), 556–563.
<https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00722.x>
- Santamaria, B., Verbeken, A., Haelewaters, D., 2023. Mycophagy: A global review of interactions between invertebrates and fungi. *Journal of Fungi*, 9, 163.
<https://doi.org/10.3390/jof9020163>
- Sheldrake, M., 2020. Strzępki życia. Insignis.
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.
- Spatafora, J.W., Aime, M.C., Grigoriev, I.V., Martin, F., Stajich, J.E., Blackwell, M., 2017. The fungal tree of life: From molecular systematics to genome-scale phylogenies. *Microbiology Spectrum*, 5(5), FUNK-0053-2016.
<https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0053-2016>
- St. Leger, R.J., & Wang, J.B., 2020. *Metarhizium*: jack of all trades, master of many. *Open Biology*, 10(12), 200307.
- Stefanini, I., 2018. Yeast-insect associations: It takes guts. *Yeast*, 35(7), 315–330.
<https://doi.org/10.1002/yea.3309>
- Stork, N.E., 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63, 31–45.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- Su, X., Zou, F., Guo, Q., Huang, J., Chen, T. X., 2001. A report on a mosquito-killing fungus, *Pythium carolinianum*. *Fungal Diversity*, 7(129), 33.
- Talabante, C., Bernal, I., 2022. Chewing lice (Insecta: Phthiraptera) found on Griffon Vultures (*Gyps fulvus*) from a wild breeding colony in central Spain. *Vulture News*, 83, 32–38.
<https://doi.org/10.4314/vulnew.v83i.3>
- Tedersoo, L., Sánchez-Ramírez, S., Kõljalg, U., May, T.W., Ryberg, M., i in., 2018. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*, 90, 135–159.
<https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0>
- Tóthné Bogdányi, F., Petrikovszki, R., Balog, A., Putnoky-Csicsó, B., Gódor, A., i in., 2019. Current knowledge of the entomopathogenic fungal species *Metarhizium flavoviride* Sensu Lato and its potential in sustainable pest control. *Insects*, 10(11), 385.
<https://doi.org/10.3390/insects10110385>
- Vega, F.E., Goettel, M.S., Blackwell, M., Chandler, D., Jackson, M.A., Keller, S., Roy, H.E., 2009. Fungal entomopathogens: new insights on their ecology. *Fungal Ecology*, 2(4), 149–159.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.05.001>
- Vilcinskis, A., 2019. Evolutionary ecology of parasitic fungi and their host insects. *Fungal Ecology*, 41, 107–116.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.04.007>

- Wang, L., Feng, Y., Tian, J., Xiang, M., Sun, J., Ding, J., Yin, W.B., Stadler, M., Che, Y., Liu, X., 2015. Farming of a defensive fungal mutualist by an attelabid weevil. *ISME Journal*, 9(8), 1793–1801.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2014.263>
- Wijayawardene, N.N., Hyde, K.D., Mikhailov, K.V., Péter, G., Aptroot, A., I in., (2024) Classes and phyla of the kingdom Fungi.” *Fungal diversity (2024)*: 1–165.
<https://doi.org/10.1007/s13225-024-00540-z>
- Willis, K.J. (Ed.), 2018. *State of the world’s fungi 2018*. Royal Botanic Gardens, Kew.
<https://stateoftheworldsfungi.org>
- Dyakov Yu. T, Dzhavakhiya V.G, Korpela T., 2007) *Studies in Plant Science Comprehensive and Molecular Phytopathology* s 3–17.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52132-3.X5000-7>
- Zattau, W.C., McInnis, T., 1987. Life cycle and mode of infection of *Leptolegnia chapmanii* (Oomycetes) parasitizing *Aedes aegypti*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 50(2), 172–178.
[https://doi.org/10.1016/0022-2011\(87\)90113-3](https://doi.org/10.1016/0022-2011(87)90113-3)

STRONY INTERNETOWE

Royal Entomological Society

<https://www.royensoc.co.uk/understanding-insects/facts-and-figures> (dostęp 30.05.2025)